Kybernetik 9, 145—156 (1971)
© by Springer-Verlag 1971

Die spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von Musca (Bestimmung aus Messungen der optomotorischen Reaktion)

H. Eckert
Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen

Eingegangen am 20. März 1971

Summary. The compound eye of the fly *Musca domestica* L. contains two receptor-systems, separable by their anatomical and physiological properties (Kirschfeld and Franceschini, 1968; Kirschfeld and Reichardt, 1970; Eckert, 1971). By means of optomotor experiments the spectral characteristics of the receptor-system 1—6 ("green receptor") and the receptor-system 7+8 ("blue receptor") have been determined separately in the range of 300—600 mμ.

The torque exerted by fixed flying *Muscae* was used as a measure of the optomotor reaction elicited by the rotation of cylindrical patterns with periodically changing surface reflectance. The receptor-system 1—6 is specifically stimulated under very dim illumination and by applying a pattern wavelength of 10,6° whereas the receptor-system 7+8 is specifically stimulated by making use of a pattern of 3° spatial wavelength illuminated with higher light intensities. In order to determine the spectral sensitivity distributions of the two receptor-systems the dependence of the reaction on the wavelength of monochromatic light was measured at threshold intensities.

The following experimental results were obtained:

1. The spectral sensitivity distribution of the receptor-system 1—6 shows two sensitivity maxima, one at $\lambda_{max} \cong 360$ mμ and the other at $486{,}0 \pm 2.4$ mμ. A minimum is found at $\lambda_{min} \cong 400$ mμ. The maximum within the ultraviolet spectrum is equal to or even larger than that within the visible region.

2. The spectral sensitivity distribution of the receptor-system 7+8 has only one maximum at $\lambda_{max} = 464{,}0 \pm 2.5$ mμ. No maximum is found in the ultraviolet spectrum.

3. The difference of the maxima obtained for the two systems within the visible region is statistically significant (Student-*t*-Test; $p < 0.001$). The existence of a "reverse" Purkinje-shift is therefore confirmed.

4. These types of experiments cannot indicate the existence of dissimilar visual pigments in the two receptor types.

5. The possibility of bichromatic colour vision by the fly (at the light levels studied) is made feasible by the dissimilar spectral characteristics of the two receptor-systems.

1.0. Einleitung:
Messung von spektralen Empfindlichkeiten im Verhaltensversuch

Seit v. Frisch (1914) ein Farbunterscheidungsvermögen bei der Honigbiene *Apis mellifica* nachweisen konnte, war der Farbsinn der Arthropoden Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Einerseits versuchte man mit Hilfe von Verhaltensexperimenten ein *Farbunterscheidungsvermögen* bei Arthropoden, insbesondere den Insekten, nachzuweisen (s. z.B. Knoll, 1921—1927; Hamilton, 1922; Ilse, 1928—1949; Schlieper, 1927; v. Buddenbrock und Friedrich, 1933; Schlegtendahl, 1934; Moller-Racke, 1952; Daumer, 1956; Schneider, 1956; Horridge, 1967; Kaiser, 1968). Andererseits wurden die spektralen Eigenschaften der Photoreceptoren untersucht, um die dem Farbensehen zugrunde liegenden Mechanismen aufzuklären. So gelang es durch intracelluläre Ableitungen, die spektralen Empfindlichkeiten von einzelnen Lichtsinneszellen zu bestimmen (s. z.B. Graham und Hartline, 1935; Autrum und Burkhardt, 1960; Autrum und v. Zwehl, 1962; Burkhardt, 1962; Autrum, 1963; Autrum und v. Zwehl, 1964; Bennett, Tunstall und Horridge, 1967; Gogala, 1967; Bruckmoser, 1968; Goldsmith und Fernández, 1968; Autrum und Kolb, 1968; Nosaki, 1969; Waterman und Fernández, 1970). Einen anderen Weg beschritt Langer (1965a, b, 1966; Langer und Thorell, 1966), indem er die Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Auge von *Calliphora erythrocephala* mikrospektrophotometrisch untersuchte (s. auch Kirschfeld und Franceschini, 1968; Goldsmith, Dizon und Fernández, 1968; Hays und Goldsmith, 1969).

Diese Methode bietet gegenüber elektrophysiologischen Messungen den Vorteil, daß eine eindeutige anatomische Beziehung zu den gemessenen Rhabdomeren vorliegt. Die elektrophysiologisch gemessenen spektralen Empfindlichkeiten hingegen konnten nur nach der Häufigkeit ihres Auftretens den einzelnen Receptortypen zugeordnet werden.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit sollte es sein, die spektralen Eigenschaften der Lichtreceptoren des Musca-Auges im Verhaltensexperiment zu bestimmen.

Im Musca-Auge gibt es zwei Receptorsysteme, die sich in ihren Eigenschaften unterscheiden. Wie aus lichtmikroskopischen (Kirschfeld und Franceschini, 1968) und optomotorischen Versuchen (Kirschfeld und Reichardt, 1970; Eckert, 1971) erschlossen werden konnte, ist das System (*D*) der Receptoren 1—6 wesentlich lichtempfindlicher als das System (*H*) der Receptoren 7+8. Der im Vergleich zu den Receptoren 1—6 kleinere Öffnungswinkel $\Delta\varrho$ der Receptoren 7+8, der charakteristisch für das Reizeinzugsgebiet ist, bedingt eine wesentlich bessere Kontrastübertragung für kleine räumliche Musterwellenlängen.

Auf Grund dieser Eigenschaften ist zu erwarten, daß sich beide Receptorsysteme spezifisch reizen und ihre spektralen Eigenschaften getrennt bestimmen lassen: Mißt man mit einem bewegten periodischen Reizmuster großer räumlicher Wellenlänge an der optomotorischen Leuchtdichtenschwelle, so sollte nur das lichtempfindlichere Receptorsystem 1—6 angesprochen werden, wohingegen sich das Receptorsystem 7+8 noch nicht an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion beteiligen sollte. Es sollte daher unter diesen Bedingungen auch keinen Beitrag zur Gesamtreaktion liefern. Das System 7+8 hingegen sollte sich spezifisch reizen und somit funktionell isolieren lassen, wenn man eine kleine räumliche Musterwellenlänge von 3° zur Reizgebung benutzt. Ein Muster dieser Wellenlänge bewirkt, daß für das System (*D*) der Receptoren 1—6 die Modulation des Lichtflusses in den Rhabdomeren bei dieser Leuchtdichte unter die Schwelle ihrer optomotorischen Wirksamkeit im perzeptiven System sinkt (Eckert, 1971; Eckert und Reichardt, 1971).

2.0. Methodik

2.1. Präparation. Die Ocellen weiblicher Stubenfliegen (*Musca domestica* L.) wurden mit schwarzem Wachs abgedeckt, damit nur die Komplexaugen optische Reize empfangen konnten. Kopf und Thorax wurden sodann durch eine Wachsbrücke starr miteinander verbunden und an dieser ein

Pappstückchen angeklebt. Die Versuchstiere konnten an dem Pappstückchen in die Meßapparatur eingehängt werden (Einzelheiten s. Eckert, 1971).

2.2. Messung und Registrierung der Reaktion. Für die Experimente wurden die Tiere stets über Nacht dunkeladaptiert und bei Rotlicht, das keinen meßbaren Einfluß auf den Adaptationszustand des Auges hatte, in die Apparatur eingehängt. Dem fliegenden Tier wurde das bewegte optische Reizmuster geboten: der Musterzylinder rotierte mit alternierender Drehrichtung für jeweils 45 sec um das Versuchstier. Eine Reaktion des Tieres in Drehrichtung des Zylinders wurde mit positiv, entgegen der Zylinderdrehung mit negativ bezeichnet. Als Reaktion wurde das mittlere Drehmoment des Tieres als $\frac{1}{2}$ [Reaktion auf eine Zylinderdrehung „rechts" plus Reaktion auf eine Zylinderdrehung „links"] gemessen.

Zur Vermeidung systematischer Meßfehler wurden die Versuchsparameter unsystematisch angeboten.

Die zur Messung der Reaktion verwendete Drehmoment-Meßapparatur wurde bereits in früheren Arbeiten beschrieben (Fermi und Reichardt, 1963; Götz, 1964; Eckert, 1971) und soll daher hier nur kurz charakterisiert werden (Abb. 1): Das Versuchstier ist fest mit einem reibungsarm aufgehängten Doppelspulensystem verbunden. Die untere Spule befindet sich im Wechselfeld eines Hochfrequenzkerns, der von einem Generator mit 53 kHz gespeist wird, die obere im Feld eines Permanentmagneten. Das System befindet sich in der Nullage, solange in der unteren Spule kein Strom induziert wird. Reagiert die Fliege auf einen optischen Reiz, so übt sie auf das Doppelspulensystem ein Drehmoment aus, durch das in der unteren Spule ein Strom induziert wird. Der induzierte Strom ist bei kleinen Auslenkungen diesem proportional. Seine Phasenlage unterscheidet sich je nach Richtung des von der Fliege ausgeübten Drehmoments um 180°. Er wird verstärkt, phasenabhängig gleichgerichtet (als Referenz dient die Generatorwechselspannung) und als Kompensationsstrom der oberen Spule zugeführt. Das dadurch in dieser Spule erzeugte Drehmoment ist bei entsprechender Polung dem von außen einwirkenden entgegengesetzt und kompensiert dieses bei entsprechend hoher Verstärkung nahezu vollständig. Amplitude und Vorzeichen des registrierten Kompensationsstromes sind somit ein direktes Maß des von der Fliege ausgeübten Drehmomentes. Der Kompensationsstrom wurde mit einem Varian G10 Tintenschreiber als Funktion der Zeit aufgezeichnet und elektronisch über ein bestimmtes Zeitintervall integriert, so daß sich ein zeitlich gemitteltes Drehmoment ergibt. Abb. 2 zeigt die Eichkurve des Systems.

2.3. Reizgebungsapparatur. Die Versuchsanordnung ist in Abb. 3a dargestellt. Die Fliege wurde mit dem Kopf an der mit *G* markierten Stelle in der Achse eines vertikal orientierten Drehzylinders Z_D so ausgerichtet, daß das Sehfeld in der Horizontalen nicht, in der Vertikalen jedoch auf ± 20—21° beschränkt war. Im Versuchsaufbau nach Abb. 3b ist das Sehfeld auch in der Horizontalen beschränkt (s. unten). Als Lichtquelle diente eine Xenon Hochdrucklampe (XBO/450 W der Firma Zeiss mit vorgeschaltetem Netzgerät VX 501 r), deren Elektroden auf den Eintrittsspalt des Monochromators (M 4 QII der Firma Zeiss) abgebildet waren. Um die langwellige Wärmestrahlung abzufiltern, wurde eine Cuvette mit destilliertem Wasser in den Strahlengang zwischen Xenonlampe und Monochromator gebracht (in Abb. 3 als Filter F_K symbolisiert). Die Filter F_1, F_2 und F_M waren Bandfilter der Firma Jenaer Glaswerke (Schott UG5, UG12, BG23), die zur Reduzierung unerwünschten Streulichtes dienten. Über einen in den Strahlengang einschiebbaren Spiegel S_1 (Balzers, UV-reflektierender Oberflächenspiegel) wurde die Intensität der Xenonlampe mit einem Photomultiplier (Phm, 1P28 der Firma RCA) kontrolliert. Zur stufenlosen Variation der Lichtintensität wurden 2 gegeneinander verschiebbare Graukeile (*GK*) aus Quarzglas (Göttinger Farbfilter) verwendet, wodurch die Homogenität des Lichtflusses im gesamten Strahlengang erhalten blieb. Die Elektroden der Xenonlampe wurden mit einer Quarzlinse (*LQ*) in die Brennebene eines Dunkelfeldkondensors (*DFK*, Kondensor nach Heine der Firma Leitz, Phaky Nr. 64) abgebildet, der das Licht nach Umlenkung über den Spiegel S_2 (Oberflächenspiegel der Firma Balzers, Alflex-A-UV No. 303) auf die Innenseite des Drehzylinders Z_D (Metall-Präzisionszylinder) projizierte. Der Zylinder war außen mit einer Weißfolie verkleidet, die von einer Aluminiumfolie umgeben war, so daß das Licht in die Weißfolie zurückreflektiert wurde. Zur Messung des monochromatischen

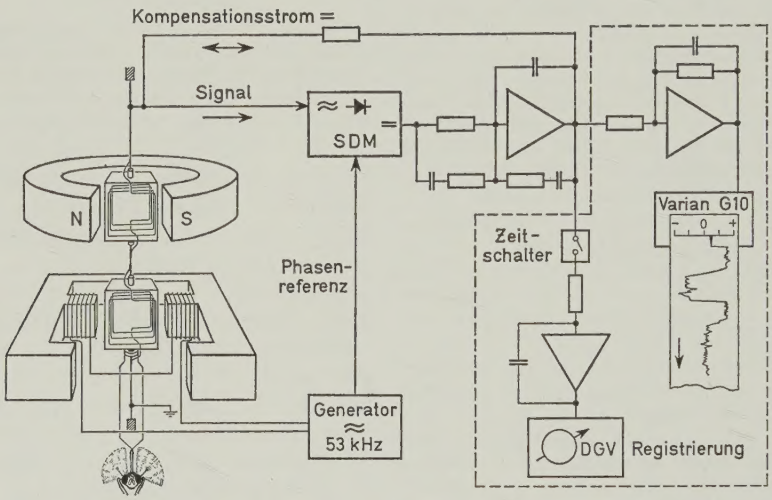

Abb. 1. Blockdiagramm des Drehmomentkompensators zur quantitativen Registrierung der Drehmomente fixiert fliegender *Muscae*. *SDM* Signaldemodulator; *DGV* Digitalvoltmeter. Symbole ▷ stellen Operationsverstärker dar. (Einzelheiten s. Text)

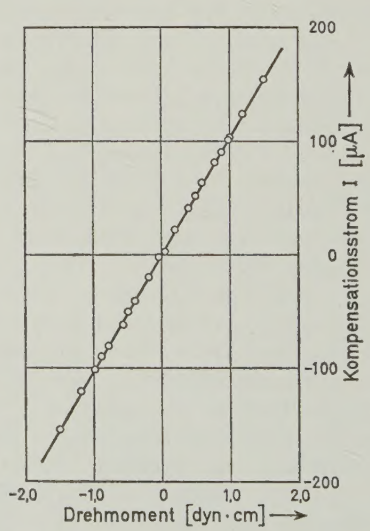

Abb. 2. Eichdiagramm des Drehmomentkompensators

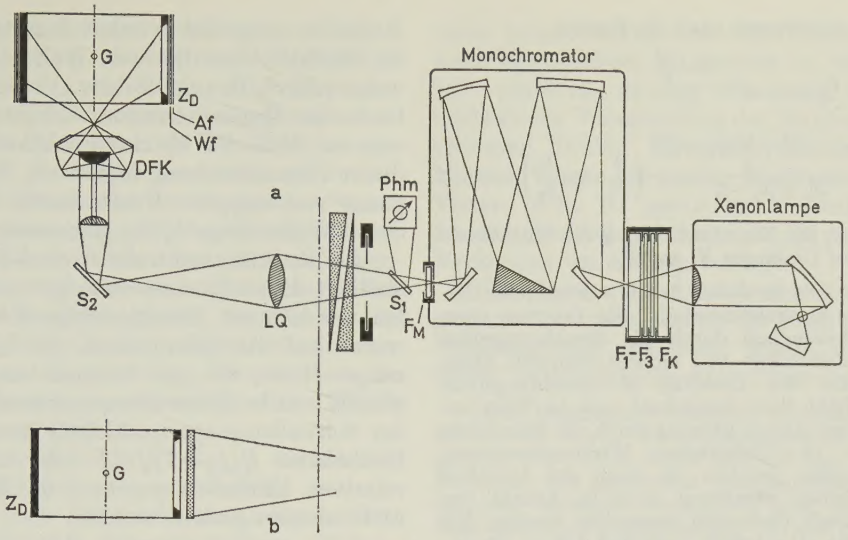

Abb. 3. Versuchsapparatur (ohne Drehmomentkompensator) zur Messung der spektralen Empfindlichkeiten der Musca-Lichtreceptoren. Die Fliege befindet sich an der mit *G* markierten Stelle im Musterzylinder Z_D. Zur Erzeugung hoher Strahldichten wurde die im unteren Teil dargestellte Anordnung verwandt (b). *Af* Aluminiumfolie; *DFK* Dunkelfeldkondensor nach Heine; F_M, F_{1-3} Farbfilter zur Reduktion des Streulichts; F_K Cuvette mit destilliertem Wasser zur Reduktion der Wärmestrahlung; *LQ* Quarzlinse; *Phm* Photomultiplier; S_1, S_2 Oberflächenspiegel; *Wf* Weißfolie; Z_D Musterzylinder (vgl. Text)

Lichtes wurde eine Photozelle (PHZ, MD 100 sV der Firma Zeiss) bzw. ein Photomultiplier (1P28 der Firma RCA) an die mit *G* markierte Stelle im Drehzylinder eingeführt.

Für einen Teil der Experimente wurden wesentlich größere Strahldichten benötigt als mit dem oben beschriebenen Aufbau erreichbar waren. Die zu diesem Zweck veränderte Reizgebungsapparatur ist in Abb. 3b dargestellt. In diesem Fall fiel das Licht durch Graukeile auf eine Mattplexiglasscheibe, vor der der Drehzylinder Z_D (Metallpräzisionszylinder) rotierte. Die Mattplexiglasscheibe erschien dem Fliegenauge unter einem Winkel von ca. 45°. Der übrige Aufbau blieb unverändert. Bei dem Versuchsaufbau nach Abb. 3b wird allerdings der gereizte Augenbereich auch in horizontaler Richtung beschränkt. Es wäre daher prinzipiell möglich, daß unterschiedliche Receptoren in beiden Versuchsaufbauten gereizt werden. Ein Kontrollversuch, bei dem die spektralen Empfindlichkeiten im Bereich von 380—600 mμ mit einem Abstand von 20 mμ bestimmt wurden, ergab, daß kein Unterschied zwischen den spektralen Empfindlichkeiten in beiden experimentellen Situationen besteht (s. auch 3.0).

2.4. Lichtmessung. An die mit *G* markierte Stelle der Abb. 3, an der sich im Experiment der Fliegenkopf befand, wurde ein Lichtmeßgerät (Photozelle MD 100 sV von Zeiss, bzw. Photomultiplier 1P28 von RCA) gebracht, dessen Öffnungswinkel sehr klein gehalten wurde, um die Homogenität der Leuchtfläche überprüfen zu können. Die Lichtmeßgeräte wurden mit einer Thermosäule (Kipp und Zonen, E 20) in relativen Einheiten geeicht, so daß die relativen Strahldichten der Reizmuster direkt bestimmt werden konnten.

Die Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit im UV-Bereich ist allerdings mit einer großen Streuung behaftet: Die Messung der relativen Quantenzahlen erfolgte mit Lichtmeßgeräten, die mit einer Thermosäule der Fa. Kipp und Zonen geeicht worden waren. Da die zur Eichung verwandte Xenonlampe im UV-Bereich $\lambda \leqq 360$ mμ nur eine relativ geringe Emission besitzt, war die Streuung der Thermospannung sehr groß, bei 300 mμ sogar größer als der Mittelwert. Abb. 4 zeigt die relativen spektralen Empfindlichkeiten der bei den Experimenten verwandten Lichtmeßgeräte, einer Photozelle MD 100 sV (Zeiss) und eines Photomultipliers 1P28 (RCA), mit der mittleren Streuung des Mittelwertes als Vertikalbalken. Die Streuung des Mittelwertes beträgt für 320 mμ $\leqq \lambda \leqq$ 400 mμ zwischen 20% und 260%. Die geringe Emission der Xenonlampe im uv-Bereich bedingte, daß mit sehr großen Monochromatorspaltbreiten gearbeitet werden mußte (die doppelten Bandbreiten des monochromatischen Lichtes sind als Horizontalbalken angegeben). Um daher langwelliges Streulicht abzufiltern, wurde im Bereich von 300 bis 380 mμ ein UV-durchlässiges Filter UG 5 benutzt. Kurzwelliges Streulicht wurde durch ein Filter BG 23 aus dem Strahlengang entfernt.

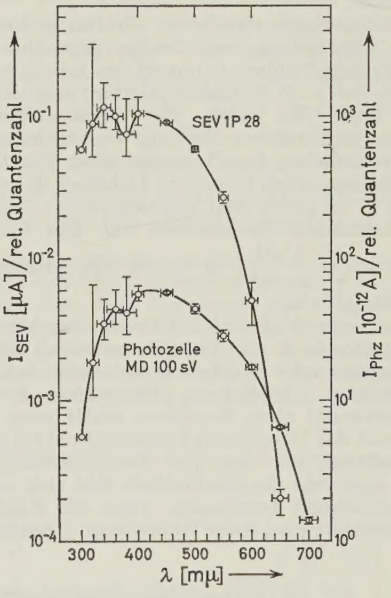

Abb. 4. Relative spektrale Empfindlichkeit (s. 2,6) der Lichtmeßgeräte (Photozelle MD 100 sV der Fa. Zeiss, Photomultiplier 1P28 der Firma RCA), mit denen die relativen Strahldichten der Muster bestimmt wurden. Angegeben sind die Mittelwerte und ihre Streuung (vertikale Balken). Die horizontalen Balken geben die doppelte Bandbreite des monochromatischen Reizlichtes wieder. Für $\lambda = 300$ mμ ist keine Streuung angegeben, da sie größer als der Mittelwert ist (Einzelheiten s. Text)

2.5. Auswertung. Die in dieser Arbeit dargestellten Meßkurven wurden, sofern nicht gesondert angegeben, an jeweils 7—16 Tieren gewonnen. In den Abbildungen sind die Mittelwerte $\bar{x}$ aus den Einzelmessungen x_i und ihre mittlere quadratische Streuung

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}{N(N-1)}}$$

aufgetragen. Die Gesamtzahl der Messungen betrug N.

Die Prüfung auf signifikanten Unterschied zweier Mittelwerte erfolgte vermittels eines Student-*t*-Testes für unver-

bundene Stichprobenmittelwerte nach der Formel

$$t_{N_1+N_2-2} = \frac{\bar{x}-\bar{y}}{s_D}$$

mit

$$s_D = \pm \sqrt{\frac{\sum_i (x_i-\bar{x})^2 + \sum_i (y_i-\bar{y})^2}{N_1+N_2-2} \left(\frac{1}{N_1}+\frac{1}{N_2}\right)}.$$

Hierin bedeuten x_i, y_i die Einzelwerte, $\bar{x}$, $\bar{y}$ die Mittelwerte zweier Stichproben des Umfanges N_1 und N_2.

2.6. Terminologie. Die in dieser Arbeit verwendeten Begriffe seien hier kurz zusammengestellt: Die Leistung eines Strahlers ist rein physikalisch durch die *Strahlungsgrößen* festgelegt. Die pro Zeiteinheit von einer Lichtquelle abgestrahlte Energie wird mit *Lichtfluß* Φ (Strahlungsfluß, Strahlungsleistung, light flux) bezeichnet und in Watt angegeben. Da die Energie E eines Photons durch die Plancksche Beziehung $E = h \cdot \nu$ (h = Plancksches Wirkungsquantum, ν = Frequenz des Lichts) gegeben ist, kann der Lichtfluß einer monochromatischen Strahlung auch in Anzahl von Quanten pro Zeiteinheit (Sekunde) angegeben werden. Mit *Strahlstärke* J wird der abgestrahlte Lichtfluß $d\Phi$ pro Raumwinkelelement $d\Omega$ bezeichnet: $J = \frac{d\Phi}{d\Omega}\left[\frac{\text{Watt}}{\text{sr}}\right]$. Ist der strahlende Körper eine Lambert-Fläche, so gibt die *Strahldichte* $B = \frac{dJ}{dF \cdot \cos\alpha}$ die Strahlungseigenschaften der strahlenden Fläche unabhängig von der Flächengröße wieder ($dF \cdot \cos\alpha$ ist die in Strahlrichtung gesehene scheinbare Flächengröße).

Den strahlungsphysikalischen Größen stehen die *photometrischen* (lichttechnischen) Größen gegenüber, denen die spektrale Empfindlichkeit (s. unten) des helladaptierten (oder wenn angegeben auch dunkeladaptierten) menschlichen Auges zugrunde liegt. Das heißt, die photometrischen Größen dienen der quantitativen Messung von Lichtstrahlung, wie sie vom menschlichen Auge bewertet wird. Mit *Lichtstrom* Φ' wird der photometrisch bewertete Lichtfluß Φ bezeichnet, die *Lichtstärke* J' ist gleich dem Quotienten aus Lichtstrom $d\Phi'$ und durchstrahltem Raumwinkel $d\Omega$. Die *Leuchtdichte* B' $\left[\frac{\text{cd}}{\text{m}^2} \text{ oder asb} = \frac{1 \cdot \text{cd}}{\pi \cdot \text{m}^2}\right]$ ist gleich der photometrisch bewerteten Strahldichte.

Mit *spektraler Wirksamkeit* (Reaktionsspektrum) wird die Reaktionsstärke (z.B. das Receptorpotential) auf einen Reiz gleicher Energie oder gleicher Quantenzahl bei variierender Lichtwellenlänge λ bezeichnet. Die *spektrale Empfindlichkeit* (Aktionsspektrum) eines Receptors erhält man, indem man den Kehrwert des Lichtflusses [Quanten/sec] bei einer Wellenlänge λ aufträgt, mit dem eine Standardreaktion ausgelöst wird. Die spektrale Empfindlichkeit läßt sich aus der spektralen Wirksamkeit bestimmen, wenn die Reaktionsstärke-Lichtflußbeziehung bei jeder Wellenlänge λ bekannt ist.

3.0. Experimentelle Ergebnisse

Die spezifische Reizung (s. 1.0) der lichtempfindlicheren Rhabdomere 1—6 erfolgte an der Schwelle optomotorischer Reaktionen mit der in 2.3 beschriebenen Reizapparatur (Abb. 3a). Die räumliche Musterwellenlänge des Metallpräzisionszylinders betrug in diesen Versuchen 90°, der Kontrast $m_e = 0{,}62$—$0{,}68$. Der Bereich, innerhalb dessen die Lichtwellenlänge variiert wurde, erstreckte sich von 380—750 mμ. Für Wellenlängen $\lambda < 380$ mμ waren die Musterstrahldichten zu klein, um meßbare Reaktionen auszulösen. Daher wurde in diesem Wellenlängenbereich mit einer etwas veränderten Reizapparatur gemessen, bei der das gesamte aus dem Monochromator austretende Licht auf eine opake Plexiglasscheibe fiel, die dem Fliegenauge unter einem Winkel von ca. 45° erschien (s. 2.3, Abb. 3b). Die Musterwellenlänge betrug in diesem Fall 10,6°, der Kontrast $m_e = 0{,}94$.

Das Reizmuster wurde dem Tier zunächst bei einer Strahldichte geboten, mit der in Vorversuchen keine Reaktion ausgelöst werden konnte. Sodann wurden die Strahldichten (bei einer Wellenlänge λ_1 mμ) stufenweise (durch Graukeile bzw. Veränderung der Spaltbreite des Monochromators) erhöht, bis eine Reaktion von ca. 30% der Maximalreaktion meßbar war und dieser Zusammenhang registriert. Nach einer Dunkelpause von ungefähr 2 min wurde dann bei einer anderen Wellenlänge λ_2 mμ gemessen.

Als Reaktionsschwelle wird der aus der Anstiegssteilheit dieses Zusammenhangs extrapolierte Schwellenwert definiert. Die zugehörige Schwellenstrahldichte wurde auf die Quantenzahl (in relativen Einheiten) umgerechnet, die pro Sekunde und Receptor eingestrahlt wurde (Schwellenquantenzahl). Der Kehrwert der Schwellenquantenzahl $Q(\lambda)$ ist die spektrale Empfindlichkeit $E(\lambda) = 1/Q(\lambda)$. Alle Angaben werden in relativen Einheiten gegeben, da die Lichtmeßgeräte nicht absolut geeicht wurden.

3.10. Die relative spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6

In Abb. 5 sind die unnormierten Mittelwerte (danebenstehend die Anzahl der Einzelwerte) und die Streuung der Mittelwerte (Vertikalbalken) der relativen spektralen Empfindlichkeit $E(\lambda)_{\text{rel}}$ des Receptorsystems 1—6 als Funktion der Lichtwellenlänge λ aufgetragen. Die spektrale Empfindlichkeit im UV-Bereich ist getrennt von der im sichtbaren Bereich angegeben, da die experimentelle Bestimmung mit unterschiedlichen Reizgebungsapparaturen erfolgte (s. Abschnitt 3.0).

Die Horizontalbalken in Abb. 5 indizieren die doppelte Bandbreite des monochromatischen Reizlichtes. Fehlt einer dieser Balken, so beträgt die doppelte Bandbreite weniger als $\pm 1{,}0$ mμ. In dieser Arbeit wird stets die doppelte Bandbreite angegeben, da abgesehen von Streulicht außerhalb dieses Bereiches kein Licht aus dem Monochromator austritt.

Wie man aus Abb. 5 ersieht, besitzt die relative spektrale Empfindlichkeit der Receptoren 1—6 zwei

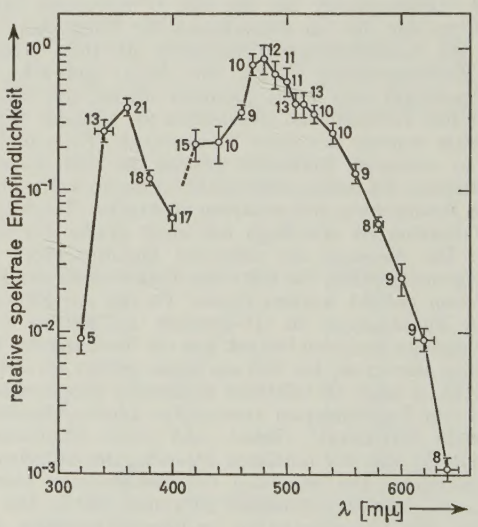

Abb. 5. Relative spektrale Empfindlichkeit (s. 2.6) des Receptorsystems 1—6. Aufgetragen sind die Mittelwerte (ohne Normierung, danebenstehend die Anzahl der Einzelmessungen) und ihre Streuung (vertikale Balken). Die horizontalen Balken geben die doppelte Bandbreite des monochromatischen Reizlichtes wieder. Fehlen diese, betrug die doppelte Bandbreite $\Delta\lambda \leqq \pm 1{,}0$ mμ

Maxima. Ein Maximum befindet sich im ultravioletten Bereich bei $\lambda_{max1} \cong 360$ mμ, ein weiteres im sichtbaren Spektralbereich bei $\lambda_{max2} \cong 480$ mμ. Ein Minimum liegt bei $\lambda_{min} \cong 400$ mμ. Es konnte nachgewiesen werden, daß das zweite Maximum im UV-Bereich nicht durch längerwelliges Streulicht verursacht wird: Zusätzlich zu dem im Monochromator eingebauten Sperrfilter UG 5 wurde ein weiteres UV-durchlässiges Filter UG 12 verwandt. Dieses Filter weist für den längerwelligen Streulichtanteil des Monochromators, der nach Angaben der Fa. Zeiss kleiner als 1% ist, im Bereich von 420—680 mμ einen Reintransmissionsgrad von $\tau \leqq 0{,}001$ auf. Kurzwelliges Streulicht wurde im längerwelligen Bereich durch ein Sperrfilter BG 23 aus dem Strahlengang entfernt.

Im roten Spektralbereich $\lambda > \lambda_{max2}$ nimmt die spektrale Empfindlichkeit ab und beträgt bei ungefähr 600 mμ nur noch 1% der Maximalempfindlichkeit im sichtbaren Bereich. Bei noch größeren Wellenlängen $\lambda > 600$ mμ sinkt die spektrale Empfindlichkeit weiter steil ab, ohne ein weiteres Maximum zu bilden, wie es bei *Calliphora* in elektrophysiologischen Messungen gefunden wurde (Autrum und Stumpf, 1953; Walther und Dodt, 1959; Mazokhin-Porshniakov, 1960a, b).

Es konnte jedoch gezeigt werden, daß bei *Calliphora* das dritte Maximum im roten Spektralbereich bei 620 mμ durch die größere Durchlässigkeit der Schirmpigmente in diesem Bereich vorgetäuscht wird, da seitlich durch die Schirmpigmente einfallendes Streulicht eine größere Receptorantwort verursacht, als der in Achsenrichtung eingestrahlten Anzahl von Quanten entspricht (s. z.B. Burkhardt, 1964). In den vorliegenden Experimenten ist dieses von der Durchlässigkeit der Schirmpigmente verursachte Maximum im Roten nicht unbedingt zu erwarten, da dieses Streulicht keine Bewegungsinformation enthält.

Wegen der Verwendung unterschiedlicher Musterwellenlängen (90° und 10,6°) muß die Frage nach der möglichen Beteiligung beider Receptorsysteme an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion geprüft werden: Für das Receptorsystem 1—6 könnte bei einem 10,6°-Muster der übertragene Kontrast bereits unter die Schwelle seiner Wirksamkeit im perzeptiven System reduziert sein. Berechnet man die Kontrastreduktion eines 10,6°-Musters für beide Receptorsysteme, so zeigt sich, daß sie unter den gewählten Versuchsbedingungen noch vergleichbar gut ist. Hierdurch ist gewährleistet, daß das lichtempfindlichere System (*D*) mit sehr kleinen Strahldichten spezifisch gereizt werden kann, ohne daß das System (*H*) zur optomotorischen Reaktion beiträgt.

Die Kontrastreduktion wird durch den Öffnungswinkel $\Delta\varrho$, das ist die Halbwertsbreite der räumlichen Lichtempfindlichkeits-Verteilung der Receptoren, bestimmt (Götz, 1964). Für das Receptorsystem 1—6 ergab sich aus optomotorischen Messungen ein wirksamer Öffnungswinkel $\Delta\varrho \approx 3{,}5°$, für das Receptorsystem 7/8 von $\Delta\varrho \approx 1{,}7°$ (Eckert, 1971). Bezeichnet man mit m_a den am Ausgang des rezeptiven Systems wirksam werdenden Kontrast, so wird der am Eingang des rezeptiven Systems gebotene Kontrast $m_e = 0{,}94$ eines 10,6°-Musters für das System (*D*) auf $m_a = 0{,}85$ reduziert. Im System (*H*) hingegen wird der Kontrast noch vollständig übertragen.

3.11. Die genaue Lage des Maximums der spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6 im sichtbaren Bereich

Auf Grund der großen Streuung der unnormierten Einzelmeßwerte ist die genaue Lage der Maxima und des Minimums sowie ihre relativen Höhen zueinander nicht genau anzugeben. Die Kenntnis der genauen Lage des zweiten Maximums im sichtbaren Bereich bei $\lambda \cong 480$ mμ ist aber notwendig, um eine eventuell vorhandene Verschiebung der Maximalempfindlichkeit zwischen beiden Receptorsystemen nachweisen zu können. Wegen der langen Meßdauer konnte bei vielen Tieren nicht im gesamten Wellenlängenbereich gemessen werden, so daß nur wenige zusammenhängende Messungen um 480 mμ vorlagen.

Das Maximum im sichtbaren Bereich wurde daher genauer bestimmt, indem die Reaktion des Tieres auf Streifenmuster gemessen wurde, die im zeitlichen Mittel quantengleiche Lichtflüsse hervorrufen.

Diese Messungen wurden im Spektralbereich von 440 bis 520 mμ bei einem Wellenlängenabstand von 10 mμ durchgeführt. Der Vorteil dieser Methode liegt darin, daß sich das Maximum der spektralen Empfindlichkeit mit wesentlich kürzeren Meßzeiten bestimmen läßt, als wenn es aus der Reaktion-Reizstärke-Beziehung für jede einzelne Wellenlänge ermittelt werden muß.

Diese Methode gestattet eine genaue Bestimmung des Maximums allerdings nur dann, wenn die *spektrale Wirksamkeit* (s. 2.6, Terminologie) der Lichtreize in diesem Wellenlängenbereich nicht sehr unterschiedlich ist. Abb. 6 zeigt die Abhängigkeit der Reaktion von den im Mittel pro Sekunde und Receptor absorbierten Quanten (angegeben in relativen Einheiten) im Bereich von 440—540 mμ. Für eine Reaktionskurve ($\lambda = 440$ mμ) ist die Streuung des Mittelwertes (Vertikalbalken) mit eingetragen. Jeder Meßpunkt enthält die Reaktionen von 8—10 Tieren. Die Anstiegssteilheit der Reaktion als Funktion der eingestrahlten Quantenzahl und damit auch die spektrale Wirksamkeit ist für alle Reizlichter von 460—520 mμ ungefähr gleich groß.

Nur die Reaktionskurven bei 440 und 540 mμ (gestrichelte Kurven) zeigen eine leichte Abweichung in ihrer Steigung. Die bei $\lambda = 440$ mμ gemessene Reaktionskurve ist gleichzeitig zu höheren Quantenzahlen verschoben, d.h., die spektrale Empfindlichkeit ist bei dieser Wellenlänge bereits deutlich vermindert. Entsprechendes gilt auch für die (nicht eingezeichnete) Reaktionskurve bei $\lambda = 560$ mμ. Außerdem wird in Abb. 6

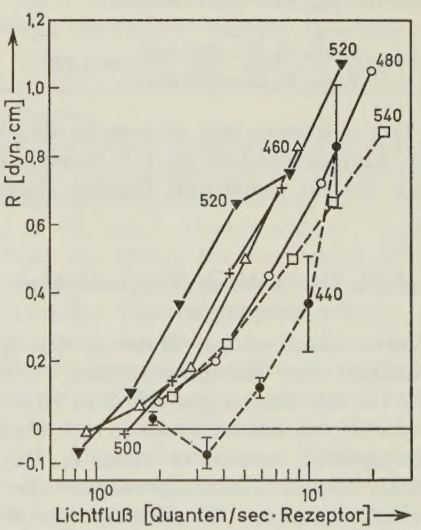

Abb. 6. Stärke der optomotorischen Reaktion auf ein Muster der räumlichen Grundwellenlänge 90°, des Kontrastes $m_e \geqq 0{,}93$ und der Kontrastfrequenz $w/\lambda \cong 1$ Hz in Abhängigkeit vom Lichtfluß. Der Lichtfluß ist in *relativen* Einheiten angegeben, da die Quantenzahlen nur relativ und nicht absolut gemessen werden konnten (s. Lichtmessung 2.4). Parameter ist die Wellenlänge λ mμ des Reizlichtes. Die zugehörige Lichtwellenlänge ist neben jeder Reaktionskurve angegeben

verdeutlicht, daß die genaue Lage des Maximums der spektralen Empfindlichkeit (im sichtbaren Bereich) aus diesen Reaktionskurven nicht bestimmt werden kann, da sie im Bereich von 460—540 mμ sehr dicht beieinanderliegen.

Da die spektrale Wirksamkeit der monochromatischen Reizlichter nicht sehr unterschiedlich ist, läßt sich das Maximum der spektralen Empfindlichkeit daher aus der Reaktion auf Streifenmuster bestimmen, die im zeitlichen Mittel quantengleiche Lichtflüsse abgeben. Diese Messungen wurden mit den Experimenten kombiniert, in denen die spektrale Empfindlichkeit im Bereich des Maximums zusammenhängend gemessen worden war. Aus insgesamt 17 Einzelbestimmungen ergab sich für dieses Maximum eine Lage von $\lambda_{max\,2} = 486{,}0 \pm 2{,}4$ mμ.

3.12. Die relativen Höhen der Maxima und des Minimums der spektralen Empfindlichkeit der Receptoren 1—6

In der Literatur (s. Einleitung) findet man vielfach die Angabe, daß das elektrophysiologisch oder im Verhaltensexperiment gemessene UV-Maximum ($\lambda_{max\,1} \cong$ 360 mμ) gleichstark oder sogar stärker als das Maximum im sichtbaren Bereich ausgeprägt ist (s. Diskussion). Im Gegensatz hierzu fand Langer (1966), daß das mikrospektrophotometrisch bestimmte UV-Maximum nur ca. ein Drittel so stark ausgeprägt ist wie das im sichtbaren Bereich liegende. Es wurde daher geprüft, ob sich auch im optomotorischen Experiment eine hohe UV-Empfindlichkeit nachweisen läßt. Zu diesem Zweck wurden die relativen Höhen der Maxima und des Minimums der relativen spektralen Empfindlichkeit $E_k(\lambda)$ für die drei Wellenlängen $\lambda = 360$, 400 und 486 mμ gesondert bestimmt (k gibt die Anzahl der Messungen an). Für jede einzelne Versuchsfliege wurde das Verhältnis der spektralen Empfindlichkeiten bei diesen Wellenlängen ermittelt und aus den Einzelmessungen die Mittelwerte als

$$\frac{1}{8}\sum_{k=1}^{8}\frac{E_k\,(\lambda = 360\text{ m}\mu)}{E_k\,(\lambda = 400\text{ m}\mu)} = 4{,}40$$

$$\frac{1}{7}\sum_{k=1}^{7}\frac{E_k\,(\lambda = 490\text{ m}\mu)}{E_k\,(\lambda = 400\text{ m}\mu)} = 2{,}44$$

gebildet. Das optomotorisch gemessene Maximum der spektralen Empfindlichkeit im UV-Bereich ist somit stärker als das im sichtbaren Bereich liegende ausgeprägt.

3.20. Die spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 7 + 8

Der Versuchsaufbau zur Messung der spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems 7 + 8 ist der gleiche wie bei den Messungen mit dem 10,6°-Zylinder (s. 2.3, Abb. 3b), an dessen Stelle jedoch ein 3°-Zylinder zur Reizgebung verwendet wurde (s. 1.0). Auf ein Muster dieser Grundwellenlänge reagiert das Tier mit einer Drehung entgegen der Bewegungsrichtung des Musters. Die Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems (H) erfolgte ebenfalls aus extrapolierten Schwellenreaktionen.

Die monochromatischen Lichtreize, deren doppelte Bandbreiten als Horizontalbalken angegeben sind, wurden in nicht systematischer Reihenfolge geboten. Abb. 7 enthält die nicht normierten Mittelwerte der

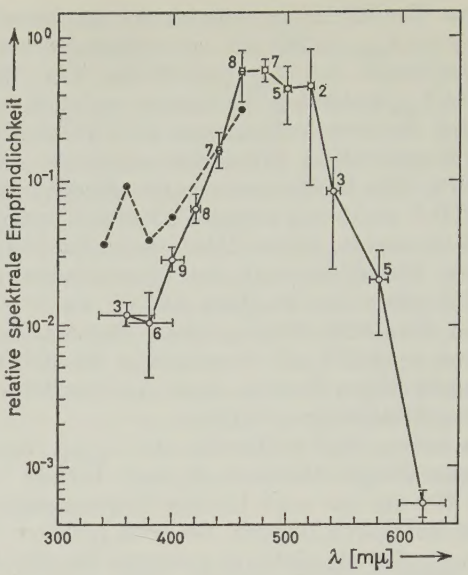

Abb. 7. Relative spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 7 + 8. Aufgetragen sind die Mittelwerte (ohne Normierung, danebenstehend die Anzahl der Einzelwerte) und ihre Streuung (vertikale Balken). Die horizontalen Balken geben die doppelte Bandbreite des monochromatischen Reizlichtes an. Fehlen diese, betrug die doppelte Bandbreite $\Delta\lambda \leqq \pm 1{,}0$ mμ

relativen spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems 7 + 8 (ausgezogene Kurve) und ihre mittlere Streuung σ (Vertikalbalken). Die gestrichelt eingezeichnete Kurve gibt eine Einzelmessung wider. Es findet sich im sichtbaren Bereich ein Maximum zwischen 440 und 540 mμ. Sowohl zu kürzeren wie auch zu längeren Wellenlängen hin fällt die spektrale Empfindlichkeit ab, ohne ein ausgeprägtes weiteres Maximum oder Minimum aufzuweisen. Nur bei der Einzelmessung ist zu kürzeren Wellenlängen hin ein Minimum bei 380 mμ und ein weiteres Maximum bei 360 mμ zu erkennen. Allerdings sind die relativen Unterschiede nicht sehr groß und liegen innerhalb der Streuung der Einzelmessungen (s. 3.21).

Die genaue Bestimmung des Maximums im sichtbaren Bereich erfolgte wiederum durch Messungen mit Streifenmustern, die im zeitlichen Mittel quantengleiche Lichtflüsse hervorrufen. Aus diesen und den Einzelmessungen, sofern im Maximumbereich zusammenhängende Werte vorlagen, wurde die Lage dieses Maximums aus insgesamt 11 Einzelmessungen zu $\lambda_{max} = 464{,}0 \pm 2{,}5$ mμ bestimmt.

Auf Grund der vorliegenden Experimente läßt sich nicht entscheiden, ob die spektrale Empfindlichkeit der Receptoren 7 oder die der Receptoren 8 oder die beider Receptoren zusammen gemessen wurde.

Besitzen beide Sinneszellentypen die gleichen Erregbarkeitsschwellen (und sieht man zunächst einmal von der Empfindlichkeit gegenüber polarisiertem Licht ab), so würden auf Grund der Tandemanordnung der Rhabdomere 7 und 8 zunächst die Sinneszellen 7 überschwellig erregt werden und man könnte die spektrale Empfindlichkeit dieser Receptoren bestimmen. Sind hingegen die Sinneszellen 8 lichtempfindlicher, würde man unter diesen Bedingungen möglicherweise die spektrale Empfindlichkeit der Receptoren 8 bestimmen (bzw. ein Gemisch beider, wenn die Erregbarkeitsschwellen sich nur geringfügig unterscheiden).

Wie aber Kirschfeld (1969) zeigen konnte, absorbieren die Rhabdomere 7 maximal, wenn der E-Vektor linear polarisierten Lichts senkrecht zu den Mikrovilli orientiert ist. Nimmt man gleiches für die Rhabdomere 8 an, deren Mikrovilli senkrecht

zu denen der Rhabdomere 7 angeordnet sind, so würde die Lichtabsorption der Rhabdomere 7 keinen großen Einfluß auf die der Rhabdomere 8 ausüben. In diesem Fall könnte man die spektrale Empfindlichkeit beider Receptoren gemeinsam messen, wenn sie gleiche Lichtempfindlichkeit besitzen.

3.21. Die relativen Höhen der Maxima und des Minimums der spektralen Empfindlichkeit der Receptoren 7 + 8

Die relative Lage der Maxima und des Minimums zueinander wurde, wie auch beim Grünreceptor (Kapitel 3.11), aus den Einzelmessungen der spektralen Empfindlichkeit $E_k(\lambda)$ bei den Wellenlängen $\lambda = 464{,}5$ mμ, $\lambda = 400$ mμ und $\lambda = 360$ mμ ermittelt. Es ergab sich für das Verhältnis der spektralen Empfindlichkeiten:

$$\frac{1}{4}\sum_{k=1}^{4}\frac{E_k(\lambda = 462{,}5\ \text{m}\mu)}{E_k(\lambda = 400\ \text{m}\mu)} = 4{,}53$$

und

$$\frac{1}{3}\sum\frac{E_k(\lambda = 360\ \text{m}\mu)}{E_k(\lambda = 400\ \text{m}\mu)} = 0{,}432.$$

Im Gegensatz zum Grünreceptor weist also der Blaureceptor *kein* UV-Maximum auf. Die Ungenauigkeit in der Bestimmung der relativen Lagen der Maxima und des Minimums zueinander, die durch die Lichtmeßgeräte verursacht ist (Kapitel 2.4), geht allenfalls in die Richtung, daß das Maximum im sichtbaren Bereich gegenüber dem UV-„Maximum" bei 360 mμ noch angehoben wird.

Diskussion

4.0. Der „Purkinje-shift"

Mikrospektrophotometrische Messungen hatten bereits gezeigt, daß Receptoren mit unterschiedlichen spektralen Eigenschaften in den Komplexaugen von *Calliphora erythrocephala* (Mutante „chalky", Langer, 1965a, b; Langer und Thorell, 1966) und *Musca domestica* (Kirschfeld und Franceschini, 1968) vorhanden sind: Das Extinktionsmaximum der Receptoren 1—6 („Grünreceptor") liegt für beide Fliegen bei ungefähr 510—515 mμ, das der Receptoren 7 + 8 („Blaureceptor") für Calliphora bei 460—470 mμ und für Musca bei 480 mμ.

Optomotorische Untersuchungen hatten ergeben, daß die Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion bei sehr niedrigen Leuchtdichten ausschließlich durch die Receptoren 1—6 erfolgt; die Receptoren treten erst bei höheren Umweltleuchtdichten hinzu (Eckert, 1971; Eckert und Reichardt, 1971). In Abhängigkeit von der Lichtintensität sollten sich daher zwei verschiedene spektrale Empfindlichkeiten nachweisen lassen, deren Maxima sich im sichtbaren Bereich unterscheiden.

Eine Verschiebung des Maximums der spektralen Empfindlichkeit in Abhängigkeit von der Lichtintensität, bei der die Bestimmung erfolgte, ist bei den Wirbeltieren als Purkinje-shift bekannt. Sie resultiert aus dem Übergang vom Zapfen- zum Stäbchensehen: Das Maximum der spektralen Empfindlichkeit verschiebt sich hier mit *abnehmender* Lichtintensität zu *kürzeren* Wellenlängen, wie es bei Insekten auch für *Drosophila melanogaster* (Diptera, Fingerman, 1952) angegeben wird. Die Verschiebung der Maximalempfindlichkeit beruht bei den Wirbeltieren auf dem „Umschalten" von einem Receptorsystem auf ein anderes und basiert somit nicht auf Absorptionsänderungen des Photoreceptors. Bezeichnet man eine derartige Verschiebung des Maximums der spektralen Empfindlichkeit (im sichtbaren Bereich) als Purkinjeshift, so ist bei Fliegen ebenfalls ein Purkinje-shift, allerdings in „umgekehrter" Richtung, zu erwarten. Bei sehr niedrigen Strahldichten sollte sich ausschließlich die spektrale Empfindlichkeit der Receptoren 1—6 messen lassen, deren Maximum im sichtbaren Bereich nach mikrospektrophotometrischen Messungen bei 510 mμ liegt (Kirschfeld und Franceschini, 1968). Beim Übergang von sehr niedrigen zu höheren Strahldichten sollte sich dann auch die spektrale Empfindlichkeit der Receptoren 7 + 8 nachweisen lassen, deren Maximum nach mikrospektrophotometrischen Messungen zu kürzeren Wellenlängen verschoben ist und denen ein UV-Maximum fehlt.

Im optomotorischen Experiment konnten zwei verschiedene spektrale Empfindlichkeiten nachgewiesen werden (s. Kapitel 3) und es muß zunächst geprüft werden, ob sie sich im oben diskutierten Sinne den beiden Receptorsystemen zuordnen lassen.

Zunächst ließe sich auch vermuten, daß die von Kirschfeld und Franceschini (1969) angegebene Pigmentmigration in den Sehzellen 1—6 einen Einfluß auf die spektralen Empfindlichkeiten ausüben könnte. Wäre dies der Fall, dann würde man nicht die spektralen Empfindlichkeiten der beiden Receptorsysteme bestimmen, sondern die — sich ändernde — spektrale Empfindlichkeit der Sehzellen 1—6. Hierzu ist zu sagen, daß die optomotorischen Experimente in beiden experimentellen Situationen in einem Strahldichtenbereich durchgeführt wurden, in dem keine Pigmentmigration nachweisbar ist. Dieser Effekt kann daher auch die Messungen nicht beeinflußt haben.

Mißt man bei hohem Kontrast und sehr geringer Strahldichte im Schwellenbereich optomotorischer Reaktionen, so ist zu erwarten, daß zunächst nur die lichtempfindlicheren Receptoren 1—6 (Kirschfeld und Franceschini, 1968; Kirschfeld und Reichardt, 1970; Eckert, 1971) überschwellig erregt werden. Die in dieser Weise bestimmte relative spektrale Empfindlichkeit sollte daher mit der mikrospektrophotometrisch bestimmten Extinktion der Rhabdomere 1—6 übereinstimmen.

An der Schwelle optomotorischer Reaktionen weist die spektrale Empfindlichkeit ein UV-Maximum auf, wie es mikrospektrophotometrisch auch für die Receptoren 1—6, den „Grünreceptor", nachgewiesen wurde. Auch der übrige Kurvenverlauf stimmt qualitativ gut mit den mikrospektrophotometrischen Messungen überein. Wir ordnen daher diese spektrale Empfindlichkeit den Receptoren 1—6 zu. Bei der mikrospektrophotometrisch bestimmten Extinktion der Rhabdomere 7 + 8 hingegen fehlt das UV-Maximum, wie es auch der optomotorisch bei höheren Strahldichten und kleiner räumlicher Wellenlänge gemessenen spektralen Empfindlichkeit fehlt: Diese (optomotorisch bestimmte) spektrale Empfindlichkeit weist nur ein Maximum im sichtbaren Bereich auf, das gegenüber dem entsprechenden Maximum der Receptoren 1—6 zu kürzeren Wellenlängen verschoben ist. Auf Grund dieser Übereinstimmung wird die spektrale Empfindlichkeit, die durch Reizung mit einer kleinen räumlichen Wellenlänge von 3° bestimmt wurde, dem Receptorsystem 7 + 8 zugeordnet.

Diese Zuordnung läßt sich experimentell auch noch weiter absichern, wenn die spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6 nicht aus der extrapolierten *Schwellenreaktion* bestimmt wird, sondern aus der Reaktionsstärke $R = 1$ dyn · cm. In diesem Fall sind die im zeitlichen Mittel absorbierten Lichtflüsse im Receptorsystem 1—6 um ungefähr einen Faktor 30 gegenüber den Messungen an der Reaktionsschwelle erhöht, d.h., die Musterstrahldichte ist etwa genau so groß wie die Strahldichte des 3°-Musters, mit dem die Reizung des Receptorsystems 7 + 8 erfolgte. (Wählt man nur kräftig fliegende Tiere aus, so befindet sich auch die Reaktion noch nicht in der Sättigung.) Unter diesen für beide Receptorsysteme vergleichbaren Bedingungen findet man aber immer noch ein UV-Maximum, das ungefähr gleichstark wie das im sichtbaren Bereich liegende ausgeprägt ist (s. 3.11). Die optomotorisch unter verschiedenen experimentellen Bedingungen gemessenen spektralen Empfindlichkeiten (im einen Fall Reizung bei sehr niedrigen Strahldichten mit einem 10,6°-Muster, im anderen Fall bei höheren Strahldichten und einem 3°-Muster) geben somit die spektralen Eigenschaften der beiden Receptorsysteme des Musca-Auges wieder.

Daß die optomotorisch gemessenen spektralen Empfindlichkeiten den beiden Receptorsystemen zugeordnet werden können (und nicht die — sich ändernde — spektrale Empfindlichkeit nur eines Receptortyps widergeben), beruht neben der qualitativ guten Übereinstimmung von mikrospektrophotometrischen und optomotorischen Messungen auf der Annahme, daß mit einer kleinen räumlichen Wellenlänge (im Experiment ein 3°-Muster) ausschließlich das Receptorsystem 7 + 8 gereizt wird und sich das Receptorsystem 1—6 nicht an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion beteiligt. Zu diesem Schluß kamen auch Kirschfeld und Reichardt (1970) auf Grund optomotorischer Experimente, in denen sie die Abhängigkeit der Reaktion des Tieres von der Schwingungsebene linear polarisierten Lichtes mit einem 3°-Muster und einem 12°-Muster ermittelten.

In Abhängigkeit von der Winkelstellung ψ eines Polarisationsfilters sinkt bei Reizung mit einem 3°-Muster die Reaktion bis auf Null ab, wohingegen bei Reizung mit einem 12°-Muster ein ψ-abhängiger Reaktionsanteil auf einen konstanten (ψ-unabhängigen) Reaktionsbeitrag aufsummiert erscheint. Weitere Experimente mit Rotlicht, für das die Receptoren 7 + 8 nach mikrospektrophotometrischen Messungen unempfindlicher als die Receptoren 1—6 sind, führten zu der Schlußfolgerung, daß die von der Stellung des Polarisationsfilters abhängige Reaktion dem Receptorsystem 7 + 8 zugeschrieben werden kann. Das Receptorsystem 1—6 hingegen, das unempfindlich gegenüber der Schwingungsebene linear polarisierten Lichts ist (s. auch Scholes, 1969), liefert offensichtlich den konstanten Reaktionsbeitrag.

Abb. 8 zeigt zusammenfassend die relativen spektralen Empfindlichkeiten der beiden Receptorsysteme. Die Kurven wurden auf die relativen Höhen der Minima und Maxima der spektralen Empfindlichkeiten normiert (s. 3.11 und 3.21). Die Empfindlichkeitsmaxima im sichtbaren Bereich sind mit Pfeilen bezeichnet. Sie unterscheiden sich im Student-t-Test signifikant ($p < 0{,}001$). Übereinstimmend mit der Erwartung ist das im sichtbaren Bereich liegende Empfindlichkeitsmaximum des Receptorsystems 7 + 8, das erst bei höheren Musterstrahldichten überschwellig erregt wird, zu kürzeren Wellenlängen verschoben. Dieser bei *Musca* im Verhaltensexperiment nachgewiesene, allerdings in „umgekehrter" Richtung wie bei den Wirbeltieren verlaufende Purkinje-shift beruht ebenfalls auf den unterschiedlichen spektralen Eigenschaften zweier verschiedener Receptorsysteme.

Mit Hilfe elektrophysiologischer Messungen gelang es inzwischen ebenfalls, einen Purkinje-shift zwischen

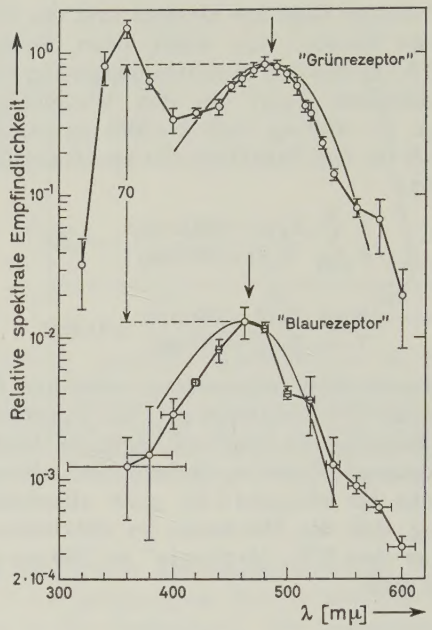

Abb. 8. Relative spektrale Empfindlichkeiten des Receptorsystems 1—6 und des Receptorsystems 7 + 8 (dick ausgezogene Kurven). Die Meßwerte sind auf die jeweiligen Maxima und Minima bzw. ihre relativen Höhen zueinander normiert. Aufgetragen sind die Mittelwerte sowie die Streuungen der Mittelwerte (vertikale Balken). Nicht berücksichtigt ist hierbei die durch die Lichtmeßgeräte gegebene Streuung (s. Abb. 4). Die horizontalen Balken geben die doppelte Bandbreite der monochromatischen Reizlichter an. Fehlen sie, beträgt die doppelte Bandbreite weniger als $\pm$ 1,0 mμ. Die dünn ausgezogenen Kurven geben die nach dem Dartnall-Nomogramm bestimmten Absorptionseigenschaften hypothetischer Rhodopsine wieder, deren Absorptionsmaxima mit den im optomotorischen Experiment gemessenen Maxima der spektralen Empfindlichkeit im sichtbaren Bereich (mit Pfeilen markiert) zur Deckung gebracht wurden (vgl. Text)

beiden Receptorsystemen nachzuweisen (McCann, 1970, pers. Mitteilung). Bei diesen Untersuchungen wurde die in der vorliegenden Arbeit entwickelte Methode zur spezifischen Reizung beider Receptorsysteme verwendet. Die Messungen lagen allerdings alle im Bereich zwischen 400 und 600 mμ, so daß keine Angaben über die UV-Empfindlichkeit der Receptoren gemacht werden konnten. Für das Receptorsystem 1—6 findet McCann ein Maximum der spektralen Empfindlichkeit bei ungefähr 490 mμ (für Reizlichtintensitäten nahe der Schwelle), für das Receptorsystem 7 + 8 bei etwa 470 mμ.

Auch bei *Drosophila* weisen die Bereiche maximaler Extinktion für beide Receptorsysteme ähnliche Unterschiede wie bei *Musca* und *Calliphora* auf (Franceschini und Kirschfeld, 1971). Der von Fingerman (1952) angegebene Purkinjeshift, bei dem sich das Maximum der spektralen Empfindlichkeit wie bei den Wirbeltieren mit *zunehmender* Lichtintensität zu *längeren* Wellenlängen verschiebt, wäre dann möglicherweise durch einen nervösen Adaptationsvorgang zu erklären.

4.1. Mögliche Beeinflussung der Messungen durch Interaktion zwischen beiden Receptorsystemen

Im Verhaltensexperiment konnten zwei verschiedene spektrale Empfindlichkeiten nachgewiesen werden (Abb. 8), die den beiden Receptorsystemen zugeordnet werden können. Es muß allerdings noch geprüft werden, ob die auf diese Weise ermittelten spektralen Empfindlichkeiten die spektralen Eigenschaften der Receptorsysteme widergeben, oder ob sie auf Grund einer Interaktion beider Receptorsysteme verfälscht werden.

Bei der Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6 an der Schwelle optomotorischer Reaktionen ist eine Interaktion mit dem Receptorsystem 7 + 8 wohl auszuschließen, da dieses auf Grund der kleinen Musterstrahldichten sich noch nicht an der Reizaufnahme für die optomotorische Reaktion beteiligt.

Eine Interaktion innerhalb des Receptorsystems 1—6 wäre prinzipiell denkbar, wenn die Receptoren 5 und 6 ein anderes Photopigment enthielten als die Receptoren 1—4: Die monopolaren Neuronen L4 treten anscheinend nur mit den Axonen der Sinneszellen 5 und 6 in synaptischen Kontakt, nicht jedoch mit denen von 1—4 (Strausfeld, 1971). Für unterschiedliche Photopigmente in den Rhabdomeren 5 und 6 einerseits und 1—4 andererseits gibt es jedoch keinen positiven Hinweis, da sich die mikrospektrophotometrischen Messungen an den Rhabdomeren 1—6 nicht unterscheiden.

Auf die spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 7 + 8 hingegen könnte das Receptorsystem 1—6 einen Einfluß im perzeptiven System ausüben. Auf Grund der wesentlich höheren Strahldichten in diesen Experimenten werden auch die Receptoren 1—6 erregt. Sie empfangen jedoch keine Bewegungsinformation, da die Modulation des Lichtflusses im Receptorsystem 1—6 den Schwellenwert der optomotorischen Wirksamkeit im perzeptiven System noch nicht überschreitet.

Für ein Reizmuster der räumlichen Grundwellenlänge von 3°, wie es in den Experimenten zur Reizung des Receptorsystems 7 + 8 verwendet wurde, ist der im perzeptiven System wirksam werdende Kontrast m_a für das Receptorsystem 1—6 auf $m_a < 0{,}01$ reduziert (Eckert, 1971). Über das Receptorsystem 1—6 läßt sich bei diesem Kontrastwert aber nur dann eine Reaktion auslösen, wenn die Strahldichten um einen Faktor von mindestens 10^4—10^5 höher liegen als in den vorliegenden Experimenten (Eckert und Reichardt, 1971).

Die qualitativ gute Übereinstimmung zwischen der optomotorisch bestimmten spektralen Empfindlichkeit einerseits und den mikrospektrophotomotorisch bestimmten Extinktionen der Rhabdomere sowie den nach dem Dartnall-Nomogramm konstruierten Extinktionskurven hypothetischer Rhodopsine (Abb. 8, dünn ausgezogene Kurven) andererseits weist darauf hin, daß ein möglicherweise vorhandenes Farbsehen keinen Einfluß auf die Messung der spektralen Empfindlichkeiten im optomotorischen Experiment ausübt. Damit wurden erstmals die spektralen Eigenschaften beider im Musca-Auge vorhandenen Receptortypen im Verhaltensexperiment erfaßt.

4.2. Der Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit beider Receptorsysteme

Die Überlegungen zur spezifischen Reizung beider Receptorsysteme werden noch durch ein weiteres Ergebnis gestützt.

Da in den Experimenten unterschiedliche räumliche Wellenlängen (10,6° bzw. 3°) bei sonst gleichem Versuchsaufbau verwendet wurden, kann die relative Höhe der Maxima der spektralen Empfindlichkeit (im sichtbaren Bereich) beider Receptorsysteme direkt miteinander verglichen werden. Dabei ist zu berücksichtigen, daß der übertragene Kontrast in beiden Fällen unterschiedlich ist.

Auf Grund der Eigenschaften des reizaufnehmenden (rezeptiven) Systems werden die Musterkontraste m_e der Streifenmuster, mit denen die Reaktion ausgelöst wurde, zu einem reaktionswirksamen Kontrast m_a reduziert. Diese Kontrastreduktion läßt sich berechnen, wenn man annimmt, daß sich die Lichtempfindlichkeitsverteilung der Receptoren durch die Form einer räumlichen Gauß-Funktion approximieren läßt (Fermi und Reichardt, 1963; Götz, 1964). In diesem Fall bestimmt die Halbwertsbreite $\Delta\varrho$ dieser Empfindlichkeitsverteilung die Stärke der Kontrastreduktion: Für ein 10,6°-Muster ist der reaktionswirksame Kontrast m_a im Receptorsystem 1—6 auf $m_a = 0{,}85$ reduziert; für ein 3°-Muster hingegen, das zur Reizung des Receptorsystems 7 + 8 diente, beträgt der übertragene Kontrast $m_a = 0{,}43$. Aus der Abhängigkeit der Stärke der optomotorischen Reaktion vom Kontrast und der mittleren Leuchtdichte der Streifenmuster (s. Eckert, 1971) läßt sich ermitteln, daß bei einem Musterkontrast von $m_e = 0{,}43$ die mittlere Leuchtdichte um das ungefähr zwei- bis dreifache erhöht werden muß, um eine gleichstarke Reaktion wie die von einem Musterkontrast $m_e = 0{,}85$ ausgelöste zu erzielen.

In Abb. 8 ist angegeben, daß man im Maximum der spektralen Empfindlichkeit (im sichtbaren Bereich) das lichtunempfindlichere Receptorsystem 7 + 8 mit einer 70fach höheren Strahldichte reizen muß als das Receptorsystem 1—6. Auf Grund der unterschiedlichen Kontraste in beiden experimentellen Situationen verringert sich dieser Wert auf ungefähr 25—30. Das heißt aber, daß die beiden Receptorsysteme sich bei der Wellenlänge des Maximums ihrer spektralen Empfindlichkeiten um einen Faktor von 25—30 in ihrer absoluten Lichtempfindlichkeit unterscheiden.

Der Unterschied in der absoluten Lichtempfindlichkeit beider Receptorsysteme läßt sich andererseits auch auf Grund anatomischer Unterschiede abschätzen, wenn man folgende Annahmen macht:

1. Die Konzentration von Photopigment/Volumeneinheit sei in beiden Receptortypen gleich und das Pigment über die ganze Länge der Rhabdomere gleichmäßig verteilt.

2. Die Absorptionskoeffizienten für beide Receptortypen bei der Wellenlänge ihres Maximums der spektralen Empfindlichkeit (im sichtbaren Bereich) seien nicht verschieden.

3. Es finde keine Interaktion zwischen den in den Rhabdomeren lokalisierten Photopigmentmolekülen statt. Eine Annahme, die plausibel erscheint, da Reichardt, Braitenberg und Weidel (1968) zeigen konnten, daß bei einer Leuchtdichte von $\bar{B} = 10^{-2}$ asb nur etwa $0{,}1\,^0/_{00}$ der Photopigmentmoleküle im gebleichten Zustand vorliegen, wenn das Pigment ein Rhodopsin ist (Briggs, 1961; Langer, 1967; Kirschfeld, 1969).

Unter diesen Voraussetzungen läßt sich berechnen, daß die Quantenabsorptionsrate im Receptorsystem 7 + 8 um einen Faktor 24—48 niedriger liegt als im Receptorsystem 1—6 (Eckert, 1971; Kirschfeld, 1970).

Durch die Summierung der Erregungen von Receptoraxonen 1—6 in einer Cartridge der Lamina ergibt sich gegenüber dem Receptorsystem 7 + 8 noch ein Faktor 6, da gerade die Erregungen der Sinneszell-Axone addiert werden, deren Rhabdomere auf den gleichen Umweltpunkt „sehen". Der unterschiedliche Durchmesser (die Rhabdomere 1—6 besitzen einen doppelt so großen Durchmesser wie die Rhabdomere 7 + 8) bewirkt einen Faktor 4, die unterschiedliche Länge der distal zu den Rhabdomeren 8 liegenden Rhabdomere 7 und der Rhabdomere 1—6 einen weiteren Faktor 1—2. Ingesamt ergibt sich somit ein Faktor von $6 \cdot 4 \cdot (1—2) = 24—48$.

Die gute Übereinstimmung des an Hand von anatomischen Unterschieden berechneten Faktors von 24—48, um den beide Receptorsysteme sich in ihrer absoluten Lichtempfindlichkeit unterscheiden, mit dem experimentell ermittelten Wert von 25—30, ist ebenfalls ein starkes Argument für die Hypothese, daß durch die Art der Reizgebung die beiden Receptorsysteme spezifisch gereizt werden können.

4.3. Das UV-Maximum

Da die Lichtmeßgeräte im UV-Bereich stark streuen (s. 2.4, Abb. 4), ist nicht genau anzugeben, ob das optomotorisch bestimmte UV-Maximum der Grünreceptoren bei $\lambda \cong 360$ mμ tatsächlich doppelt so stark ausgeprägt ist wie das Maximum im sichtbaren Bereich (Abb. 8). Eine Abschätzung der möglichen Extremwerte ergibt, daß im einen Fall beide Maxima ungefähr gleich groß sind, im anderen Fall das UV-Maximum ca. 3mal größer ist.

Auch bei vielen anderen Insekten wurden UV-Maxima bei ca. 350—360 mμ gefunden, die in ihrer Ausprägung ungefähr dem Maximum im sichtbaren Bereich entsprechen oder dieses sogar übertreffen (*Periplaneta*, Walther und Dodt, 1959; *Carabus*, Hasselmann, 1962; *Macroglossum*, Hasselmann, 1962; *Calliphora*, Walther und Dodt, 1959). Ein extremes Beispiel für eine hohe UV-Empfindlichkeit ist z.B. der Schmetterlingshaft *Ascalaphus* (Neuroptera), bei dem Gogala (1967) im Lateralauge einen Receptor fand, dessen UV-Maximum bei 350 mμ ca. 100mal stärker als das im sichtbaren Bereich bei 530 mμ liegende ausgeprägt ist.

Mit verschiedenen Methoden konnten auch bei der Fliege *Calliphora erythrocephala* gleich hohe Empfindlichkeitsmaxima nachgewiesen werden (die Befunde an *Calliphora* und *Phormia* sollen wegen der nahen Verwandtschaft zusammen mit denen an *Musca* besprochen werden): Dies ergaben sowohl elektrophysiologische Messungen der spektralen Empfindlichkeit einzelner Sehzellen (Autrum und Burkhardt, 1960; Burkhardt, 1962; Burkhardt, 1964) als auch die Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit aus dem Summenpotential des Auges (Mutante „chalky": dieser Mutante fehlen sowohl die Ommochrome als auch die Pteridine, Hoffmann und Langer, 1961). Die Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit aus dem Sauerstoffverbrauch des Auges bei Belichtung mit monochromatischen Reizlichtern (Mutante „chalky") ergab ebenfalls zwei Maxima ungefähr gleicher Höhe.

Die elektrophysiologisch aus dem Summenpotential des Auges von *Drosophila melanogaster* bestimmte relative spektrale Wirksamkeit weist ebenfalls zwei Maxima auf: Zwei gleichstark ausgeprägte Maxima liegen bei 360 und 490 mμ, ein Minimum bei 400 mμ (Hengstenberg, pers. Mitteilung). Diese Messung weist eine gute Übereinstimmung mit der optomotorisch bestimmten spektralen Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6 von *Musca* auf. Die Bestimmung der spektralen Wirksamkeit erfolgte aus dem Zwischenpotential des ERG (s. Hengstenberg und Götz, 1967), d.h., es wurde die Höhe des Zwischenpotentials auf quantengleiche Reizlichter gemessen.

Für Musca konnte im Verhaltensexperiment ebenfalls ein UV-Maximum für das Receptorsystem 1—6 nachgewiesen werden (Abb. 8, obere, dick ausgezogene Kurve). Beim Receptorsystem 7+8 hingegen fehlt dieses UV-Maximum. Seine spektrale Empfindlichkeit stimmt somit recht gut mit der nach dem Dartnall-Nomogramm konstruierten Extinktion eines hypothetischen Rhodopsins überein, dessen Maximalextinktion bei $\lambda_{max} = 464$ mμ liegt (Abb. 8, untere, dünn ausgezogene Kurve).

Im UV-Bereich läßt sich die Extinktion nicht aus dem Dartnall-Nomogramm entnehmen. Bei den bisher gemessenen Verläufen streuen die Extinktionswerte in diesem Bereich relativ stark, wobei Werte von $E_{360}/E_{max} = 0{,}3$ häufig sind (nach Collins et al. aus Dartnall, 1957), d.h., daß das Maximum im UV-Bereich (β-Maximum) stets niedriger als das im sichtbaren Bereich ist. Somit ist die optomotorisch bestimmte spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 1—6 von *Musca* im UV-Bereich wesentlich größer als es den Absorptionseigenschaften des Rhodopsins in diesem Bereich entspricht.

Für die sowohl an *Musca* wie auch an *Calliphora* und *Drosophila* mit verschiedenen Methoden bestimmte überhöhte uv-Empfindlichkeit gibt es bis jetzt keine Erklärung. Hess (1920) vermutete, daß die UV-Empfindlichkeit durch fluorescierende Substanzen im Komplexauge verursacht sein könnte. Diese Möglichkeit wird von Walther und Dodt (1959) und Goldsmith (1961) bestritten: Es sei schwierig zu verstehen, wie die Wirkungskette Absorption—Emission—Absorption eine UV-Empfindlichkeit hervorrufen könne, die in manchen Fällen sogar um ein Mehrfaches höher sein könne, als das Maximum im sichtbaren Bereich.

Ein ungefähr gleichstark ausgeprägtes UV-Maximum ließe sich allerdings erklären, indem einfallendes UV-Licht eine Substanz zum Fluorescieren bringt, die ihrerseits ein Emissionsmaximum aufweist, für das das Sehpigment wesentlich empfindlicher wäre. Eine sogar stärker ausgeprägte UV-Empfindlichkeit könnte dann dadurch hervorgerufen werden, daß das parallel zur Receptorachse einfallende UV-Licht nach Konversion in längerwelliges Fluorescenzlicht senkrecht zur Receptorachse emittiert wird. Bei einem geordneten Einbau der Rhodopsinmoleküle könnte dann das emittierte Licht einen größeren Effekt verursachen als Reizlicht gleicher Wellenlänge, das parallel zur Achse der Rhabdomere eintrifft.

Auch Kay (1969) bestreitet die Möglichkeit, daß die UV-Empfindlichkeit auf Fluorescenz zurückzuführen ist, wenngleich er es für möglich hält, daß sie durch Fluorescenz verstärkt wird. Diese Frage läßt sich auf Grund der optomotorischen Experimente nicht entscheiden, da nicht bekannt ist, ob die fluorescierenden Substanzen in allen Sehzellen vorkommen, oder ob sie z.B. auf die Sehzellen 1—6 beschränkt sind.

Wenn fluorescierende Substanzen in allen Sehzellen vorkommen, so sollte sich ein Verstärkungseffekt in den vorliegenden Experimenten nachweisen lassen: Die spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 7+8 sollte ebenfalls eine erhöhte UV-Empfindlichkeit aufweisen, da die bisher in Dipterenaugen gefundenen fluorescierenden Stoffe ein Excitationsmaximum bei ungefähr 360 mμ und ein Emissionsmaximum bei ca. 440—450 mμ besitzen (Kay, 1969). Bei 440—450 mμ ist aber die spektrale Empfindlichkeit des Receptorsystems 7+8 wesentlich größer als bei 360 mμ. Würde die Fluorescenz tatsächlich eine indirekte Verstärkung der UV-Empfindlichkeit der Receptoren verursachen, so würde man auch für das Receptorsystem 7+8 eine erhöhte UV-Empfindlichkeit erwarten. Diese konnte aber im optomotorischen Experiment nicht nachgewiesen werden.

Es erscheint daher wesentlich wahrscheinlicher, daß die UV-Empfindlichkeit auf einem, allerdings nur in den Sehzellen 1—6 lokalisierten, UV-sensitiven Pigment beruht, möglicherweise ähnlich dem kürzlich bei *Ascalaphus macaronius* (Neuroptera, Planipennia) beschriebenen (Gogala, Hamdorf und Schwemer, 1970). Aufgabe weiterer Untersuchungen wird es daher sein, diese Frage zu klären.

Sieht man von der genauen Lage der Maxima (im sichtbaren Bereich) und den unterschiedlich stark ausgeprägten UV-Maxima ab, so findet man qualitativ eine gute Übereinstimmung zwischen den durch optomotorische Messungen bestimmten spektralen

Empfindlichkeiten und den mikrospektrophotometrisch gemessenen Extinktionskurven der Rhabdomere 1—6 bzw. 7+8. Damit konnte im Verhaltensexperiment gezeigt werden, daß sich die beiden Receptorsysteme des Musca-Komplexauges in ihren spektralen Eigenschaften unterscheiden und daß somit auch bei den Dipteren auf der Receptorebene (im untersuchten Intensitätsbereich) prinzipiell die Möglichkeit für ein Farbensehen gegeben ist.

Für wertvolle Diskussionen danke ich den Herren Professor Dr. W. E. Reichardt, Dr. K. Kirschfeld und N. Franceschini. Den Herren Dr. K. G. Götz und Dipl.-Phys. H. Wenking danke ich für Rat und Hilfe beim Bau der Meßapparatur, Herrn Feinmechanikermeister H. Braun und seinen Mitarbeitern für den Bau des Doppelspulensystems. Für das Fertigstellen der Abbildungen bin ich Herrn E. Freiberg und Fräulein B. Weismann, für das Fertigstellen des Manuskripts Fräulein I. Geiß zu besonderem Dank verpflichtet.

Die Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. ermöglichte meine Arbeit am Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik durch ein Stipendium.

Literatur

Autrum, H., Burkhardt, W.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen. Naturwissenschaften **22**, 527 (1960).
— Kolb, G.: Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Aeschniden. Z. vergl. Physiol. **60**, 450—477 (1968).
— Stumpf, H.: Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbensehen von *Calliphora*. Z. vergl. Physiol. **35**, 71—104 (1953).
— v. Zwehl, V.: Zur spektralen Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Drohne (Apis mellifica ♂). Z. vergl. Physiol. **46**, 8—12 (1962).
— — Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges. Z. vergl. Physiol. **48**, 357—384 (1964).
Bennett, R., Tunstall, J., Horridge, G.: Spectral sensitivity of single retinula cells of the locust. Z. vergl. Physiol. **55**, 195—206 (1967).
Briggs, M.: Retinene-1 in insect tissues. Nature (Lond.) **192**, 874—875 (1961).
Bruckmoser, P.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. (Heteroptera). Z. vergl. Physiol. **59**, 187—204 (1968).
Buddenbrock, W. v., Friedrich, H.: Neue Beobachtungen über die kompensatorischen Augenbewegungen und den Farbensinn der Taschenkrabben (Carcinus maenas). Z. vergl. Physiol. **19**, 747—761 (1933).
Burkhardt, D.: Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells in the arthropod eye. Symp. Soc. exp. Biol. **16**, 86—109 (1962).
— Colour discrimination in insects. Advances in Insect Physiol. **2**, 131—173 (1964).
— Autrum, H.: Die Belichtungspotentiale einzelner Sehzellen von *Calliphora erythrocephala*. Z. Naturforsch. **15b**, 612—616 (1960).
Dartnall, H. J. A.: The interpretation of spectral sensitivity curves. Brit. med. Bull. **9**, 24—30 (1953).
Daumer, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 413—478 (1956).
Eckert, H.: Optomotorische Untersuchungen am visuellen System der Stubenfliege *Musca domestica* L. (Bestimmung des optischen Auflösungsvermögens, der Kontrastempfindlichkeit und der Lichtflüsse in den Receptoren der Komplexaugen in Abhängigkeit vom Adaptationszustand). Kybernetik (1971) in Vorbereitung.
— Reichardt, W.: Eine Interpretation des Zusammenhanges zwischen dem Musterkontrast und der mittleren Leuchtdichte bei optomotorischen Schwellenreaktionen (Verhaltensexperimente an der Stubenfliege *Musca*). Kybernetik (1971) in Vorbereitung.
Fermi, G., Reichardt, W.: Optomotorische Reaktionen der Fliege *Musca domestica* (Abhängigkeit der Reaktion von der Wellenlänge, der Geschwindigkeit, dem Kontrast und der mittleren Leuchtdichte bewegter periodischer Muster). Kybernetik **2**, 15—28 (1963).
Fingerman, M., Brown, F., Jr.: A "Purkinje-shift" in insect vision. Science **116**, 171—172 (1952).
Franceschini, N., Kirschfeld, K.: Etude optique *in vivo* des éléments photorécepteurs dans l'oeil composé de *Drosophila*. Kybernetik **8**, 1—13 (1971).
Frisch, K. v.: Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1—182 (1914).
Gogala, M.: Die spektrale Empfindlichkeit der Doppelaugen von *Ascalaphus macaronius* Scop. (Neuroptera, Ascalaphidae). Z. vergl. Physiol. **57**, 232—243 (1967).
— Hamdorf, K., Schwemmer, J.: UV-Sehfarbstoff bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **70**, 410—413 (1970).
Goldsmith, T. H.: In: Light and life (W. D. McElroy and B. Glass, eds.), p. 771—794. Baltimore: Johns Hopkins Press 1961.
— Dizon, A., Fernández, H.: Microspectrophotometry of photoreceptor organelles from eyes of the Prawn Palaemonetes. Science **161**, 468—469 (1968).
— Fernández, H.: Comparative studies of crustacean spectral sensitivity. Z. vergl. Physiol. **60**, 156—175 (1968).
Götz, K. G.: Optomotorische Untersuchung des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege *Drosophila*. Kybernetik **2**, 77—92 (1964).
Graham, C. H., Hartline, H. K.: The response of single visual sense cells to lights of different wavelengths. J. gen. Physiol. **18**, 917—931 (1935).
Hamdorf, K., Langer, H.: Veränderung der Lichtabsorption im Facettenauge bei Belichtung. Z. vergl. Physiol. **51**, 172—184 (1966).
Hamilton, W. F.: A direct method of testing colour vision in lower animals. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **8**, 350—353 (1922).
Hasselmann, E. M.: Über die spektrale Empfindlichkeit von Käfer- und Schmetterlingsaugen bei verschiedenen Helligkeiten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **69**, 537—576 (1962).
Hays, D., Goldsmith, T. H.: Microspectrophotometry of the visual pigment of the spider crab *Libinia emarginata*. Z. vergl. Physiol. **65**, 218—232 (1969).
Hess, C.: Neues zur Frage nach einem Farbensinn bei Bienen. Naturwissenschaften **8**, 927—929 (1920).
Hoffmann, C., Langer, H.: Die spektrale Augenempfindlichkeit der Mutante „chalky" von *Calliphora erathrocephala*. Naturwissenschaften **48**, 605 (1961).
Horridge, G.: Perception of polarization plane, colour and movement in two dimensions by the Crab *Carcinus*. Z. vergl. Physiol. **55**, 207—224 (1967).
Ilse, D.: Über den Farbensinn der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. **8**, 658—692 (1928).
— Über das Sehen der Insekten, besonders der Tagfalter. S.B. Ges. Naturf. Fr. Berlin. **1/3**, 1—16 (1934).
— New observations on responses to colours in egglaying butterflies. Nature (Lond.) **140**, 544—545 (1937).
— Colour discrimination in the dronefly *Eristalis tenax*. Nature (Lond.) **163**, 255—256 (1949).
Kaiser, W.: Zur Frage des Unterscheidungsvermögens für Spektralfarben: Eine Untersuchung der Optomotorik der königlichen Glanzfliege *Phormia regina* Meig. Z. vergl. Physiol. **61**, 71—102 (1968).
Kay, R. E.: Fluorescent materials in insect eyes and their possible relationship to ultra-violet sensitivity. J. Insect Physiol. **15**, 2021—2038 (1969).
Kirschfeld, K.: Absorption properties of photopigments in single rods, cones and rhabdomeres. In: Processing of optical data by organisms and by machines (ed. W. Reichardt). Proc. of the Int. School of Physics "Enrico Fermi" (1969).
— Pers. Mitteilung (1970).
— Franceschini, N.: Optische Eigenschaften der Ommatidien im Komplexauge von Musca. Kybernetik **5**, 47—52 (1968).
— Franceschini, N.: Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. Kybernetik **6**, 13—22 (1969).
— Reichardt, W.: Optomotorische Versuche an Musca mit polarisiertem Licht. Z. Naturforsch. **25b**, 228 (1970).
Knoll, F.: Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, **12**, 1—116 (1921).
— Insekten und Blumen II. Lichtsinn und Blumenbesuch des Falters von *Macroglossum stellatarum*. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien **12**, 123—377 (1922).
— Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephia livornica*. Z. vergl. Physiol. **2**, 329—380 (1925).

Knoll, F.: Über Abendschwärmer und Schwärmerblumen. Ber. dtsch. bot. Ges. **45**, 510—518 (1927).
Kunze, P.: Untersuchung des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen. Z. vergl. Physiol. **44**, 656—684 (1961).
Langer, H.: Spektrometrische Untersuchungen der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge. Verh. dtsch. zool. Ges. **29**, 329—338 (1965a).
— Nachweis dichroitischer Absorption des Sehfarbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges. Z. vergl. Physiol. **51**, 258—263 (1965b).
— Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes. Verh. dtsch. Zool. Ges. Göttingen, Suppl. **30**, 195—233 (1966).
— Die physiologische Bedeutung der Farbstoffe im Auge der Insekten. Umschau **4**, 112—120 (1967).
— Thorell, B.: Microspectrophotometry of single rhabdomeres in the insect eye. Exp. Cell Res. **41**, 633—677 (1966).
Mazokhin-Porshniakov, G. A.: Colorimetric study of the properties of the house-fly. Akad. Nauk SSSR Biofizika **5**, 295—303 (1960).
— System of colour vision of the Fly *Calliphora*. Akad. Nauk SSSR Biofizika **5**, 697—703 (1960).
McCann, G. D.: Pers. Mitteilung (1970).
Moller-Racke, I.: Farbensinn und Farbenblindheit bei Insekten. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **63**, 237—274 (1952).
Nosaki, H.: Electrophysiological study of color encoding in the compound eye of the crayfish *Procambarus clarkii*. Z. vergl. Physiol. **64**, 318—323 (1969).
Reichardt, W., Braitenberg, V., Weidel, G.: Auslösung von Elementarprozessen durch einzelne Lichtquanten im Fliegenauge. Kybernetik **5**, 148—170 (1968).
Schlegtendahl, A.: Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **20**, 545—581 (1934).
Schlieper, C.: Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. Z. vergl. Physiol. **6**, 453—472 (1927).
Schneider, G.: Spektrale Empfindlichkeit des Komplexauges von *Calliphora*. Z. vergl. Physiol. **39**, 1—20 (1956).
Scholes, J.: The electrical response of the retinal receptors and the lamina in the visual system of the Fly *Musca*. Kybernetik **6**, 149—162 (1969).
Stieve, H.: Die spektrale Empfindlichkeitskurve des Auges von *Eupagurus bernhardus* L. Z. vergl. Physiol. **43**, 518—525 (1960).
Strausfeld, N.: (1971). In Vorbereitung.
Waterman, T. H.: Directional sensitivity of single ommatidia in the compound eye of limulus. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **40**, 252—257 (1954).
— Fernández, H. R.: E-vector and wavelength-discrimination by retinular cells of the crayfish *Procambarus*. Z. vergl. Physiol. **68**, 154—174 (1970).
— — Goldsmith, T.: Dichroism of photosensitive pigment in rhabdoms of the crayfish *Orconectes*. J. gen. Physiol. **54**, 415 (1969).
Walther, J. B., Dodt, E.: Die Spektralsensitivität von Insektenkomplexaugen im Ultraviolett bis 290 mμ. Z. Naturforsch. **14b**, 273—278 (1959).

Dr. Hendrik Eckert
Max-Planck-Institut
für biologische Kybernetik
BRD-7400 Tübingen, Spemannstr. 38
Deutschland

gegenwärtige Adresse:
California Institute of Technology
Computing Center
Pasadena/California/91109/USA

---

1. Ref.: Prof.Reichardt
2. Ref.: Prof. Görner
Tag d. Prom.: 20.11.70

Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg
Printed in Germany